原　寛*: クロマメノキ―北半球廣分布種における諸變異 (2)

Hiroshi HARA*: *Vaccinium uliginosum* L. in Japan, with reference to variations in widespread northern species (2)

クロマメノキは生育地の状況により又個體によつて，樹形，葉の形・大さ・色，花冠の形・大さ，果實の形・大さ等が著しく變化し，極端なものを比べると別物の樣に見える。信州淺間山麓黒豆河原は火山噴出物におおわれた廣い荒原状の裸地をなし，クロマメノキが多數に生えていてその變異を觀察するのに好適な場所である。その果實はアサマブドウと呼ばれ食用として多量に採取され，8 月になると八百屋の店頭にならべられ又ジャム等の原料とされている。

そこでは生育箇所の條件によつて，裸地にある個體は高さ數 cm にすぎず枝は地に伏し小形の葉 (長さ 1cm 位) をつけているが，木蔭に入ると枝は立つて叢生し高さ數十 cm に達し葉も大形になる (Fig. 1)。葉形は倒卵形のものが多いが，ある個體はほぼ圓

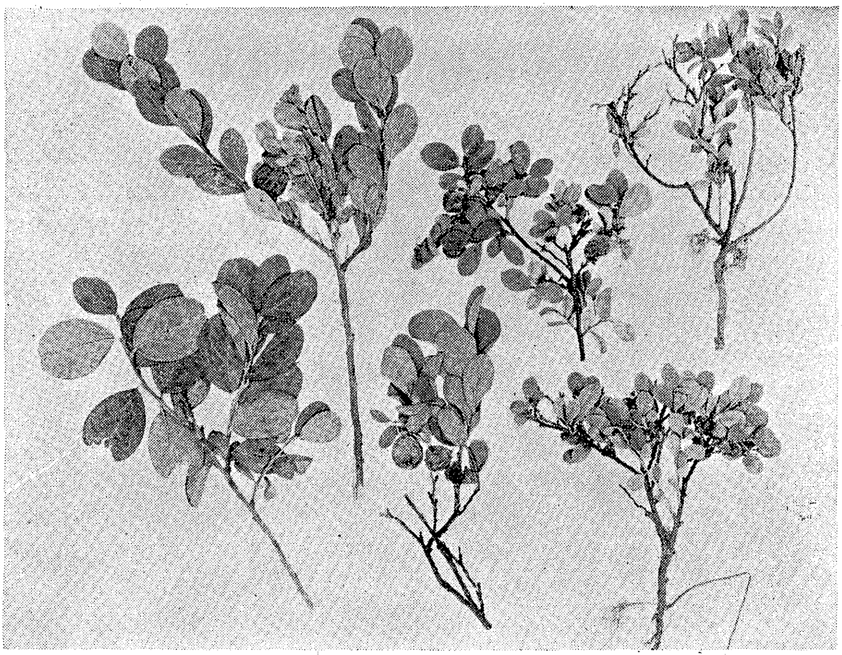

Fig. 1. クロマメノキ 淺間山黒豆河原産 ca. 1/2
Vaccinium uliginosum, all from the foot of Mt. Asama.

---

* 東京大學理學部植物學教室. Botanical Institute, Faculty of Science, University of Tokyo.

形の葉をつけ，又他の極端な個體では倒廣披針形 (10–15×3.5–6 mm) の狹長な葉をつけているが，これらの中間形も多く見られる。葉の大さは長さ 1 cm 許のものから，大きいものは長さ 3.5 cm 幅 2 cm に達する。葉の色も個體により蒼綠色から帶黄綠色まであり，上面は僅かに粉白，下面は粉白であるがその程度も株によつてちがう。葉は兩面共無毛で細脈まで顯著に見え，通常全邊であるが時に少數の微細な鋸齒がある。若枝は茶褐色でほぼまるく無毛又は微細な毛がある。花は上部苞腋に單立し 2–8 個短總狀の花序をなすが，稀に若枝の尋常葉腋につく事がある。花梗は長さ 2–8 mm，果時には 3–13 mm となる。花は 4–6 數，花冠は白色で時に少しく綠色又は紅色をおび，株により上下に扁壓された壺形から卵狀壺形を呈するものまである。葯背部の 2 本の角狀突起は斜上又はかなり開出し，葯先端の管狀部よりやや短い。果實は成熟すれば藍黒色となり白粉を被り，僅かな甘酸味と特有の風味を有し食用に適している。形は株により球形，楕圓形，圓形，西洋梨形，扁球形を呈し，大さも色々で圓く大きいものは (14×15 mm)，楕圓形のもので (16×12)，(14×11) 或は (11×8 mm)，扁球形のものは (11×14) 或は (8×10 mm)，小さいものは (8×8 mm) 許である。花托の廣さも變り，その凸出したもの，凹んだものもあり，花柱も脫落するものと，長さ 5 mm 許の花柱を殘存するものとある。種子は淡褐色で長さ 1.2–1.5 mm ある。

この樣な變化は各個體の生育個所の條件及び個體差による變異と見做され，極端形は隨分違つて見えるが，分類學上區別すべき形が混生しているとは考えられない。ヨーロッパでも *Vaccinium uliginosum* が變異に富んでいる事は古くから注意されていて (Lindman, Petersen, Hultén, etc.)，葉，花冠，果實の形に著しい變化があることは日本のクロマメノキと同樣であるが，これらは個體による差異である場合が多く，分類上の單位として區別するに足りないとされている。しかし廣分布をもち變異に富む *Vaccinium uliginosum* がすべて單一な型に屬しているとは思われず，地方的に變化の傾向が異つているので，これをいくつかの地方的生態的變種に分け樣と試みた學者も少くない。

Fernald (1923 & 50) はヨーロッパの基準形は通常大きく直立した灌木で花梗は細長く 3–10 mm 以上あり葯の角狀突起は斜上して管狀部より短いが，グリーンランドから北米東部の高山に產するものはこれに比して矮小で各部特に葉が小形で柄が短いのみならず花梗は極めて短く 0.1–3.5 mm で葯の角は長く開出し時に反捲することさえあり管狀部より長いので，少くもはつきりした變種であると認め var. *alpinum* Bigelow に當てた。なお北米西部のものはヨーロッパ產と一致すると述べ，又葉の毛は南方では中間形多く var. *pubescens* Lange は區別するに足らないとしている。Malte (1934) もこの說を支持すると共に var. *alpinum* の果はうまいが *V. uliginosum* の果は無味で食用に適さない點を指摘し，更に葉下面の毛の有無を考慮して各々を 2 變種に區別した。

Hultén (1930 & 48) も個體變異の著しい點を强調していると共に，多くの資料を見ると二つの系統があることを認め，var. *alpinum* は平均してヨーロッパのものより葉

が小さく葯の角が管狀部より長く果が甘く，この形は北米東部から西へ北米寒地を經てアラスカに及び南はワシントン州北部に達しアリューシャン産もこれに入れて居り，産地を明記してないが Asia にもあるとしている。しかしカムチャツカ産については，高山形は var. *alpinum* に近ずくが，var. *alpinum* には入れ難いと述べている。Fernald (1923 & 50) や Polunin (1940) は北米東北部のものはすべて var. *alpinum* に屬すると考えたが，Raup (1947) や Hultén (1948) は北米には兩形共にあり生育地を異にしているが中間形もあることを認めている。

一方 Hagerup (1933) は初めて細胞學的研究を行つてグリーンランド産に 2 倍體 (2n =24) と 4 倍體 (2n=48) があり，2 倍體は極地にある小葉形 (f. *microphyllum* Lange) で各部とも小形であり花粉の膜が肥厚して居り，*V. uliginosum* の基準である大葉形は南方にまで分布し 4 倍體であることを明かにした。そこで學者によりこれを Fernald の區別した var. *alpinum* と色々に結びつけて考え，var. *alpinum* の少くも一部は 2 倍體であるとされている。最近 Löve (1950) はこの點を強調して 2 倍體の極地形を別種とみなして *V. microphyllum* (Lange) Hagerup とし，ノールウェーの北端，スピッツベルゲン，アイスランド，グリーンランドから北米のカナダ東中部の寒地に分布しているが，將來調査が進めば周極的分布を示す樣になるかも知れないと述べている。(Fig. 4)

さて日本のクロマメノキを以上の諸觀察にあてはめ樣とすると色々な問題が起きてくる。クロマメノキはその外形から見るとヨーロッパの *V. uliginosum* と區別できないものが多く，一方高山岩礫地に生じたものは葉も花も小さく北米東部高山の var. *alpinum* と同じ形になり，日本には兩形共にある樣に見える。しかしクロマメノキの果實が上述の樣に食用とされる點はヨーロッパ産と異り var. *alpinum* に一致する。Hegi (1927) によれば果はまずく多量に食べると中毒症狀を起すともいわれ Rauschbeere という獨名もある位である。Hultén (1948) もスカンジナビア産の果は非常に astringent taste を持つといつている。何れにしてもヨー

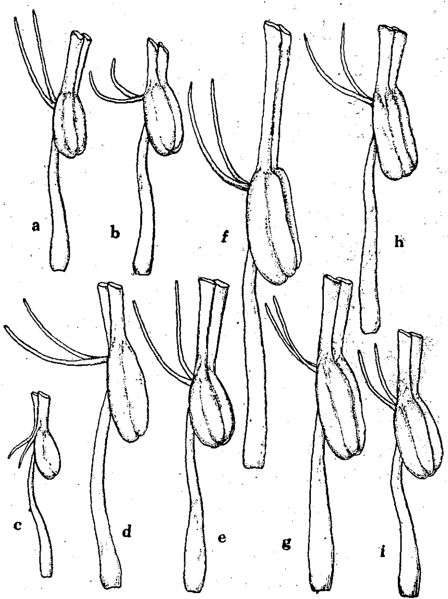

Fig. 2. クロマメノキの雄芯 Stamens. ×ca. 11.
a. Mt. Kisokoma. b. Mt. Kitadake. c. Mt. Senjô. d. Kanbô, N. Korea. e. Senjôgahara, Nikko. f. Mt. Asama. g. Skane, S. Sweden. h. Unalaska. i. White Mts., E. U.S.A.

ロッパでは *V. uliginosum* の果は有毒であるかどうかは疑問であるがとにかく美味なものでなく食用として採取されていないことは確かである。クロミノウグイスカグラ，ガンコウランの果も日本産が食用となるに反し，ヨーロッパの對應植物の果が食用に適さないことと考え合せて興味がある。

次に葯についてみるとその形は産地により又個體によつて著しく變化する。Fernald が指摘した様なヨーロッパ産と北米東部産との間の葯の角狀突起の差異は Gray Herbarium で多くの標本を見たがはつきりしなかつた。var. *alpinum* の基準產地であるニューハンプシャー州の White Mts. 産のものの葯はヨーロッパ産と大差がなかつた。日本産における葯の變異は特に著しく，葯の大さと形は今迄に知られているよりももつと廣い範圍の變化を示している（第 2 圖參照)。したがつて葯の性質が大きな地理的變種を區別するのに役立つとは思われない。しかし調べた個體數がまだ少いので，これが產地によつてどの程度安定しているか，又それが他の細胞遺傳學的な變異などと關聯があるかどうかは今後の問題として殘されている。

花粉は日本産は歐洲のものと同樣で，Hagerup が極地型の 2 倍體の花粉として示した樣に膜の肥厚したものはみられなかつた。この點アリューシャン產も同じであつた。

北米東部産の var. *alpinum* Bigelow はその基準形である White Mts. 産では葉は小さく長さ概ね 1cm 以内 (5-12 mm)，花梗は短く 3 mm 以下，果は食用となり，これとよく一致する形が日本にもある。しかし同地方でも Mt. Munroe 山麓のものでは葉は 1.8×1 cm に達するものがあり，この樣な形は日光，淺間山等のクロマメノキと區別し難い。しかし北米や東亞の小葉形が，グリーンランドや北歐の 2 倍體植物と同一かどうかは頗る疑わしい。外部形態的性質は細胞的性質と必ずしも相關せず，外形上矮小な形を直ちに同樣な形をした 2 倍體と速斷すべきではない。氣孔や花粉の大さ等も自生品に於ては倍數體を區別するのに役立たない場合がある。花粉の外膜の薄い點などからも，北米及び東亞の矮少形の大部分は 2 倍體でなく，ヨーロッパの高山形の方に近いものである可能性が高い。

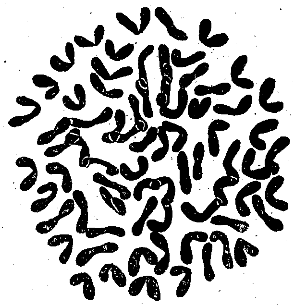

Fig. 3. クロマメノキの染色體（淺間山產） Chromosomes ×ca. 2500（岡本氏原圖）

日本のクロマメノキは今迄細胞學的に調べられたことがなかつたが，昨年淺間山黑豆河原產のものを岡本信子氏が調べられた結果，意外にもそれが 6 倍體 (2n=72) である事が分つた1)。淺間山產は上述の樣に變異が著しく，葉や花が大きくヨーロッパの *V. uliginosum* と外形が一致するものから，矮少で葉や花も小さく var. *alpinum* 形のものまであるが，何れも生育條件による差異と思われ同一物として扱うべきものと考えら

---

1) 材料は淺間山麓黑豆河原產を東大理學部植物學教室で鉢に植えたものを用いた。昭和 27 年 10 月 1 日 3:1 Carnoy 氏液中に根端を固定し，60°C 1 NHCl で加水分解後醋酸カーミンおしつぶし法でプレパラートをつくつた。染色體は 2n で 72 本を數え，すべて V 字型の小形染色體である（岡本信子)。

れる。日本のクロマメノキがすべて6倍體であるかどうかは今後研究すべき問題である。南アルプスなどに低倍數體が殘つている可能性もある。今迄 *V. uliginosum* は，同質4倍體植物が2倍體より適應性がひろく後者の生育し得ない環境にまで分布している著しい例として引用されている。今回6倍體が發見されたことなどから本種の構造が一層複雜であることが豫想され，特に北米及びアジア産のものについての細胞學的研究の必要が痛感される。

ここで *V. uliginosum* の變異と大きい分布について現在までに確められている點を要約すると次の通りになる。

1) *V. uliginosum* の基準形であるヨーロッパ産は大形で枝は直立し，葉は2cm内外で無毛，花梗も比較的長く葯の角は短いものが多く，果は食用に適せず，4倍體植物である。この形は北はアイスランド，グリーンランド中南部にも産する。しかし中歐の高山には小葉形 (var. *frigidum* Schur) が見られる。又北歐やグリーンランド等北地には葉下面に細毛のある f. *pubescens* (Lange) Polunin がある。

2) これより乾いた極地に subsp. *microphyllum* Lange (*V. microphyllum* Hagerup ex Löve) が分布し，全體矮小で葉も花も小さく花梗は短く花粉の膜は肥厚していて2倍

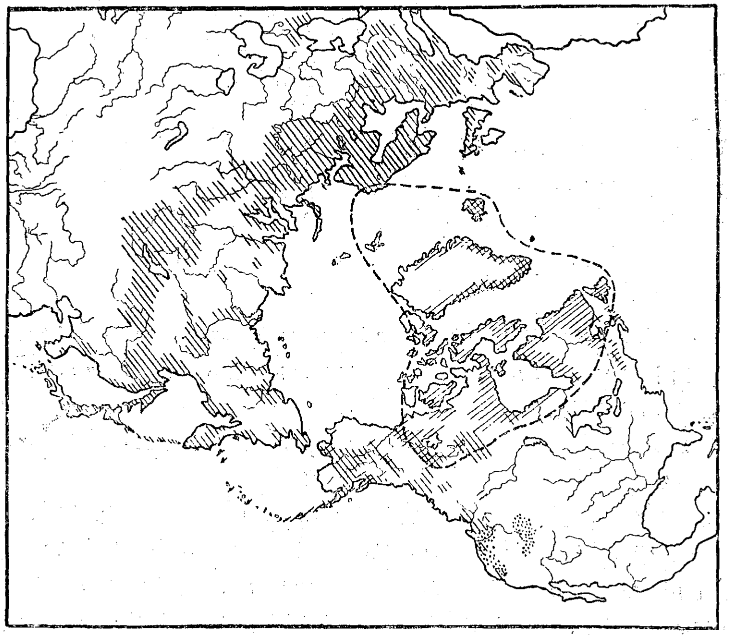

Fig. 4. クロマメノキ分布圖　The total area of *Vaccinium uliginosum*.
▨ *V. uliginosum*. ▦ var. *occidentale*. ▧ var. *alpinum* & subsp. *microphyllum*.
---- the area of *V. microphyllum* by Löve 1950.

體である。その確實な産地はノールウェー北端，スピッツベルゲン，アイスランド，グリーンランドだけで，案外分布の狹いものであるかもしれない。

3)　同じ様な矮小形である var. *alpinum* Bigelow は北米東部からカナダの寒地を經てアラスカ，アリューシャンまで見られる。その果は食用に適し萼の角は長いが，染色體數は未知で他の形との關係は明かでない。分布區域の北部には葉下面に毛のある形 f. *Langeanum* (Malte) Polunin がある。北米にも東部では稀であるが西部の低地には大葉形が産し，外形ではヨーロッパ産と區別できない。

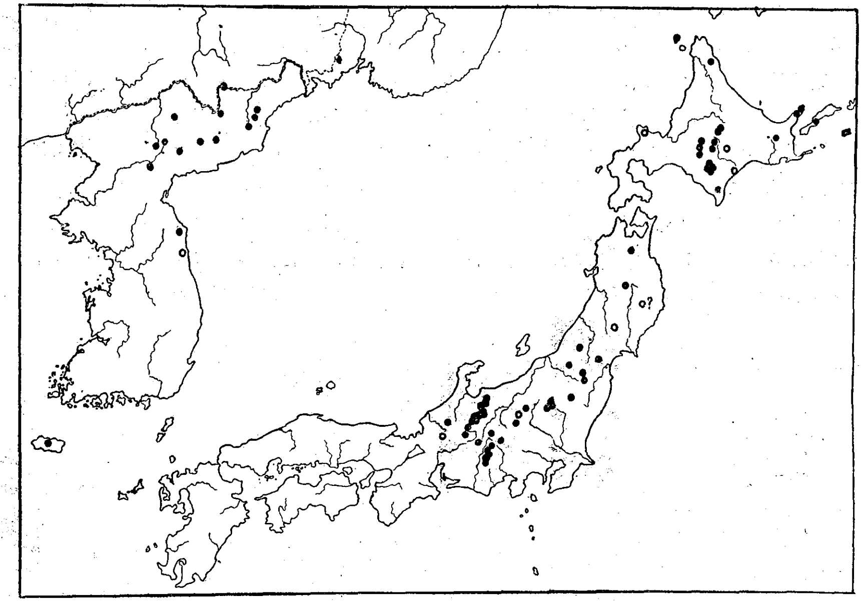

Fig. 5.　日本及び朝鮮における分布　**Distribution in Japan and Korea. ° Not verified by specimen.**

4)　北米西部のワイオミング，ユター及びワシントン州からカリフォルニアに至る高山には，葉がうすく長楕圓形で兩端やや尖る形が多く，これが var. *occidentale* (*V. occidentale* Gray) である。ヨーロッパ産の葉の狹い形によく似ているが染色體數は未知である。

5)　東亞では變異に富み，北部には矮小形が多いが，日本などでは生育條件による變化が著しく大葉形と小葉形が入り亂れて見られる場合も少くない。果は常に美味である。淺間山産が6倍體で未知の型であることが分つたが，他の産地のものが調べられていないので一つの分類單位として扱うべきかどうか疑問である。日本産の葉は通常無毛であるが，樺太や北鮮の高山などには葉下面にも細毛を有する形が多い。サヤン，アルタイ地方産は若枝が常に無毛であるというが，日本産ではこの性質は安定していない。

アジアにはいくつかの型がありそうである。

6) 以上のどの場合にも葉，花冠，果實の形は著しく變るが分類上價値ある差異とはみなされない。ウナラスカ産の葉が披針形の一極端形には var. *salicinum* (Cham.) Hultén の名があるが，同樣な個體は日本にも見られる。

クロマメノキの分布を細かく見るとまだ色々面白い事實がある。*V. uliginosum* は寒地の濕原或は高山や極地の岩礫地に生じその生育條件はむしろ廣いといわれている。ヨーロッパでは堆石地帶や泥炭地に多く又高山では雪線近くにまで達している。Polunin (1940) も 'it has a wide range of tolerance to most environmental factors' と述べている。淺間山麓では天明3年 (1783) の大爆發の火山噴出物でおおわれた荒原に多數生育していて，ガンコウラン，コメバツガザクラ，ミネズオウ，コケモモ，ミネヤナギ，コメススキ等と共に裸地へ侵入する高等植物の前驅者となつている。ここは海拔約 1500m の低い地であるので土地が安定するとシラカンバ，ヤシャブシ，バッコヤナギ，ノリウツギ，ススキ，イタドリ等が入り込んでくるが，クロマメノキはその蔭でも丈が高くなり大形の葉をつけて生育している。この樣な例をみるとクロマメノキは火山地には分布し易く現代でも分布をひろげつつある植物と思われる。ところが似た樣な生育條件と思われる富士山，月山，鳥海山，蝦夷富士，樽前山等には全く見られない。これは淺間山のものだけが6倍體であるためであろうか。又淺間では山頂の西側に爆發で破壞されなかつた植生が殘つており近距離であつたから分布をひろげ得たのであろうか。

クロマメノキは東北地方には稀で北海道と本州の産地の間には大きな間隙があり，又金剛山や濟州島では著しい孤立した分布を示している (Fig. 5)。それでは反つて古い山に殘つている種類かというとそうでもない。遺存植物の最も多い所として有名な利尻，海馬島，アポイ山や尾瀨には全く知られていない。殊に尾瀨地方は新舊の火山が交り，しかも大濕原から高山礫地まで生態條件が色々な場所が揃つていて，クロマメノキの生育に適する場所がないとは考えられないに係らず全く無く，しかも近くの日光地方や鬼怒沼濕原にある事は興味が深い。果は鳥や獸が食べ比較的容易に種子が運ばれると思われるのに，クロマメノキとよく混生しているコケモモ，ガンコウラン，クロウスゴ等がもつと廣い連續した分布をして居り，クロマメノキが不連續な分布をしていることは單に分布の機會の有無の偶然性によるものとも思われない。或はまだ氣付かれない樣な微細な生育條件の差異に敏感に支配されるものであるかもしれない。

まだ多くの問題を未解決に殘している現在全般的な分布論をのべる事は尙早であるが次の樣にも考えられる。この種は極地起源のもので2倍體である subsp. *microphyllum* が極地に分布し，4倍體である *V. uliginosum* は遲くも第3紀中頃にはできて2倍體よりはやや南方にまでひろがり初めた。この頃から氣候は寒冷になり *V. uliginosum* は可成り南方にまで分布をひろげ，氷河期の寒冷な時期には歐亞北米で廣大な地域を占めるに至つた。この事はフランスで Pliocene で化石が旣に證明され，又中歐や北歐で多

くの氷河期及び間氷河期層中から化石が見出されている事からも分る。しかし最大氷河の際には，subsp. *microphyllum* は北方で氷におおわれて殆ど死滅し僅かにノールウェー北部，アイスランド，グリーンランド西部の refugia で生殘り，一方 *V. uliginosum* は主に氷河の南方で殘り一部はベーリング地域等の refugia で離れた諸地方に殘存し，その後再び北方へ分布をひろげ現在の様に可成り廣い連續した分布を示す様になつて歐州等では兩者の分布が相接する樣になつたと考えられる。日本にも洪積世氷河期の寒冷な氣候の時期に當時の火山の裸地や濕原傳いに北方から分布したと考えられる。その分布の波は數回にわたつた事が想像され，又間氷河期には分布が不連續になつた時期もあり，6 倍體や色々な外部形態的小變異も起つて現在見られる樣な多形な植物群となり複雜な分布を示すに至つたものと思われる。

Summary of Part 1 and 2.

Some phytogeographical problems are explained in relation to variations in northern species which are widely distributed in East Asia and Europe or North America. Some examples concerning cytogeography of those species are also given (cf. Part 1, Table 1). It is remarkable that many diploid species occur on high mountains of Japan, especially isolated in central Honshu. Different species, however, show different kinds, rates and tempo of differenciation, even if the change of environment or isolation is the same.

In part 2, the variations in *Vaccinium uliginosum* L. are studied in detail. The size and shape of leaves (Fig. 1), corollas, anthers (Fig. 2), and berries are exceedingly variable in Japan as well as in Europe and North America. In outer morphological characters, some Japanese specimens agree well with the European *V. uliginosum* L., whereas some dwarf ones are inseparable from var. *alpinum* Bigelow of eastern N. America. In Japan, however, these two forms which are sometimes found even at the same locality are connected by numerous intermediate ones (Fig. 1), and do not seem to be recognized as separate taxonomic units. The berries of the Japanese plant are always good to eat.

It is very remarkable that the material from Mt. Asama of central Honshu is proved to be a hexaploid (2n=72) plant by Mrs. Okamoto (Fig. 3), which has hitherto been unknown in the *V. uliginosum* group. Cytological investigations based on ample materials from Asia and N. America are urgently needed.

The disjunct distribution of *V. uliginosum* in Japan and Korea is shown in Fig. 5. The reason for its absence on certain mountains in northern Japan is at present difficult to explain.

主 な 文 献

Abrams, L. 1951. Illustrated flora of the Pacific States **3**: 327–328, f. 3738, 3739.

Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. 109 pp.

Baenitz, C. 1891. Ueber *Vaccinium uliginosum* var. *globosum* et *tubulosum* Baenitz. Oester. Bot. Zeitschr. **41**: 236.

Bush, E. 1919. Fl. Sibir. et Orient. Extr. **3**: Ericaceae 81–142.

Cain, S. A. 1944. Foundations of plant geography. 556 pp.

Camp, W. H. 1942. On the structure of pupulations in the genus *Vaccinium*. Brittonia **4**: 189-204.

————. 1945. The North American blueberries with notes on other groups of Vacciniaceae. Brittonia **5**: 203–275.

———— & Gilly, C. L. 1943. The structure and origin of species. Brittonia **4**: 323–385.

Clausen, J. 1951. Stages in the evolution of plant species. 206 pp.

————, Keck & Hiesey. 1945. Experimental studies on the nature of species. II. Carnegie Inst. Washing. Publ. no. 564: 1–174.

Darrow, G. M., Camp, Fischer & Dermen. 1944. Chromosome numbers in *Vaccinium* and related groups. Bull. Torrey Bot. Cl. **71**: 498-506.

Fernald, M. L. 1923. *Vaccinium uliginosum* and its var. *alpinum*. Rhodora **25**: 23–25.

————. 1950. Gray's Manual of Botany ed. 8: 1132.

Good, R. 1947. The geography of the flowering plants. 403 pp.

Hagerup, O. 1933. Studies on polyploid ecotypes in *Vaccinium uliginosum* L. Hereditas **18**: 122-128.

Hara, H. 1949 & 52. Enumeratio Spermatophytarum Japonicarum **1**: 300 pp.; **2**: 280 pp.

————. 1952. Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part 1. Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo sect. 3, **6** (2): 29–96.

Hegi, G. 1927. Illustrierte Flora von Mittel-Europa **5** (3): 1681–1685.

Herder, F. v. 1872. Acta Hort. Petrop. **1**: 369–321.

Hultén, E. 1930. Flora of Kamtchatka **4**: 38–41.

————. 1937. Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period. 168 pp.

————. 1948. Flora of Alaska & Yukon 8: 1258–1261.

Jepson, W. L. 1939. A flora of California **3** (1): 52–53, fig. 300, 301.

Lindman, C. A. M. 1892. Bot. Notiser **1892**: 145-154.

Löve, A. 1950. Some innovations and nomenclatural suggestions in the Iceland flora. Bot. Notiser **1950** (1): 47-51.

Malte, M. O. 1934. Critical notes on plants of arctic America. Rhodora **36**: 183-184.

Petersen, H. E. 1924. Studier over Polymorphien hos *Vaccinium uliginosum* L. Bot. Tidsskr. **38**: 217-241, fig. 1-2, table 1-22.

————. 1933. Om Behaaringen hos grφnlandske og danske Individer af *Vaccinium uliginosum* L. Bot. Tidsskr. **42**: 251-256, fig. 1, tab. 1.

Polunin, N. 1940. Nat. Mus. Canada Bull. **92**: 314-316.

Prinz, H. 1921. The vegetation of the Siberian-Mongolian frontiers: 343.

Raup, H. M. 1947. Sargentia **6**: 222-223.

Sleumer, H. 1941. Vaccinioideen-Studien. Engl., Bot. Jahrb. **71**: 375-510.

Stebbins, G. L., Jr. 1950. Variation and evolution in plants. 643 pp.

Valentine, D. H. 1949. The units of experimental taxonomy. Acta Biotheor. **9**: 75-88.

Wulff, E. V. 1943. An introduction to historical plant geography. (Engl. Trans.) 223 pp.

○雌阿寒岳のセンダイハギ（本田正次） Masaji HONDA: *Thermopsis lupinoides* Link of Mt. Meakan.

本誌 27 卷 11 月號に「阿寒所見」と題する短文を發表した中に雌阿寒岳中腹のセンダイハギについて書いたが，その後間もなく新潟縣刈羽郡小國村の岩野俊逸氏から11月29日付で次のような書簡を寄せられたので，氏の許可を得て一般にお知らせする。

(前略) 小生も去る昭和 24 年8月9日に雌阿寒岳に登り，6合目附近によく生育しておったセンダイハギを見つけて驚き，案内人 (國立公園の高山植物看視人，山口紀一)に聞いたところ，以前ここには釧路營林署の見張小屋があり，この案内人も夏季にはこの小屋に駐在して居り，營林署員により千島から色々の植物の種子を持って來て附近一帶にばらまいた由，しかしその植物はほとんど今は消え失せてしまったが，二三種はまだ殘っているというお話でした。センダイハギも恐らく千島から持ちこまれたものだと考えられます。小生が雌阿寒岳の採集に參りました時は特に釧路營林署長から雌阿寒岳に數十年見張をして暮した前記山口紀一氏を案内人につけて貰い，常に一緒に歩いて色々とくわしく山の樣子を聞きましたので間違はないと考えられます。(後略)

以上が雌阿寒岳における「實錄センダイハギ」であるが，果して山口氏の語る通り，岩野氏の書く通りだとすれば，いかに田舍芝居とはいいながら，甚しく面白くない一幕ではある。營林座の方々以て如何となす。